

LE BIOTOPE DES ECTOPARASITES BRANCHIAUX DE POISSONS : FACTEURS DE VARIATIONS DANS LE MODÈLE BAR-MONOGENÈS*

par Patrick SILAN, Louis EUZET, Claude MAILLARD

Laboratoire de Parasitologie Comparée, U.A. C.N.R.S. 698, Université des Sciences et Techniques du Languedoc
Pl. E. Bataillon — 34060 MONTPELLIER Cedex

et Philippe CABRAL

Laboratoire d'Ichtyologie et de Parasitologie Générale, Université des Sciences et Techniques du Languedoc
Pl. E. Bataillon — 34060 MONTPELLIER Cedex

MOTS-CLÉS : Biotope branchial - *Dicentrarchus labrax* - Écologie parasitaire - Modélisation - Monogenea.

KEY-WORDS : Branchial biotope - *Dicentrarchus labrax* - Parasitic ecology - Models - Monogenea.

RÉSUMÉ (Travail original)

L'analyse de la structure fonctionnelle des communautés nécessite que l'on s'interroge aussi sur l'hétérogénéité de leur environnement et des biotopes colonisés. Les branchies du Bar *Dicentrarchus labrax* représentent un biotope pour plusieurs ectoparasites ; certains aspects de l'hétérogénéité de ce biotope ont été étudiés quantitativement. Les fonctions traduisant les variations du nombre de filaments branchiaux et de la surface branchiale colonisable par les Monogènes parasites de ce Poisson ont été établies au cours de la croissance des hôtes. Les effets des modifications physiques que subissent de tels biotopes sur l'organisation des peuplements parasitaires sont ensuite discutés.

SUMMARY (Original scientific paper)

*The biotope of branchial ectoparasites of fishes :
factors of variations in the pattern sea bass-monogeneans*

For the analysis of functional structure of communities, ecologists are obliged to extend their investigations to the heterogeneity of their environment and colonized biotopes. The gills of sea bass *Dicentrarchus labrax* serve as a biotope for several ectoparasites ; some aspects of the heterogeneity of this biotope were studied quantitatively. The models expressing the variations of number of branchial filaments, and branchial area that can be colonized by monogeneans, were established in terms of the length of fishes. Such biotopes being subjected to significant physical modifications, the effects of the latter over the organization of parasitic settlements are then discussed.

1 — INTRODUCTION

1.1. LE BIOTOPE D'UN PARASITE

Une population de parasites peut répondre à la définition de la «population» donnée par LEGAY et DEBOUZIE (1985), et représenter : «un (ou plusieurs) ensemble (s) d'individus de la même espèce pouvant vivre en commun à un moment de leur cycle de développement et interagir alors sur les mécanismes de leur reproduction».

Comme l'ont souligné ces auteurs : «même si la définition d'une population n'est fondamentalement ni spatiale, ni temporelle, cela n'empêche pas que les premières caractéristiques descriptives d'une population sont spatiales et temporelles». En effet, toute étude de la distribution d'organismes,

de leur abondance, de leur agencement et des mécanismes en cause, implique un partage de l'espace colonisé ; ce morcellement introduit la notion de niveau de perception écologique (LONG, 1974), BLONDEL (1979) distingue cinq niveaux de perception, correspondant à des structures biologiques d'échelle décroissante : le niveau continental, puis régional ; le niveau du secteur, du biotope et enfin de la station.

Cette conception est également applicable au cas du parasitisme mais ne peut être réduite à une simple expression cartographique. En effet, une population parasitaire vit dans un milieu de type mosaïque et en outre mobile :

— chaque espèce hôte constitue un milieu colonisable par des espèces parasites caractéristiques, selon les règles de la spécificité (EUZET et COMBES, 1980). Chacune de ces espèces parasites est de plus étroitement inféodée à une partie de cet hôte (tube digestif, branchies, système circulatoire...).

— lorsqu'un système espèce hôte-espèce parasite est constitué, chaque individu hôte représente par suite le milieu colonisable le plus élémentaire ; ce dernier est de plus en perpétuel

* Reçu le 21 novembre 1986, accepté le 21 mai 1987.

déplacement.

Si maintenant on considère un biotope comme :

— une certaine étendue topographique homogène dans ses conditions physiques et ses caractères biotiques (KEN-DEIGH, 1961),

— une entité observable dont on peut, pour un groupe taxinomique donné, faire une typologie (BLONDEL et BOURLIÈRE, 1979),

— le support du niveau d'intégration biologique que constitue la communauté (BLONDEL, 1979),

nous admettons que le tube digestif ou la musculature d'une espèce hôte représentent des biotopes différents, car ils répondent aux trois conditions précitées.

Dans le cadre d'une étude sur les ectoparasites des branchies de Poissons, nous parlerons donc de biotope branchial pour traduire l'ensemble des tissus branchiaux d'une espèce hôte, et en partie occupé par le stade fixé d'un parasite (Monogène, Copépode, Protozoaire...).

Nous précisons espèce hôte car la notion de spécificité (EUZET et COMBES, 1980) est, dans le cadre du parasitisme, indissociable de celle de biotope. Ainsi, les branchies de *Dicentrarchus labrax* et *Dicentrarchus punctatus*, les deux Serranidae hôtes du Monogène *Diplectanum aequans*, sont pour ce parasite deux types voisins de biotopes.

Un tel concept perd naturellement toute signification si l'on s'adresse à des compartiments non homologues d'un cycle parasitaire, par exemple deux hôtes successifs dans un cycle hétéroxène.

Si l'on considère en outre avec BLONDEL que «la station est une réalité géographique que l'on peut localiser dans l'espace alors que le biotope est une réalité écologique qui peut se définir par une série de stations disjointes», nous devons reconnaître que les branchies d'un individu hôte pourraient aussi bien être considérées comme une station que comme un biotope.

Pour lever cette ambiguïté, nous admettons que les branchies d'une espèce hôte représentent, pour un Monogène ou un Copépode qui s'y fixe, un biotope constitué de motifs répétitifs et disjoints aussi nombreux qu'il existe d'individus hôtes. Ces motifs représentent des **biotopes élémentaires**, terme que nous préférons à celui de «microbiotope» parfois employé pour définir la répétition d'une telle structure spatiale. Ces biotopes élémentaires abritent des topodèmes qualifiés en parasitologie d'**infrapopulations** (1), et caractérisés quantitativement par l'**intensité** (2).

Le terme de **station** peut et devrait être utilisé, quant à lui, pour traduire la plus petite unité de territoire d'un biotope élémentaire où, à l'échelle du phénomène étudié, se trouve réunie au moins une fraction des espèces de la communauté.

1.2. PROBLÉMATIQUE ET MODÈLE D'ÉTUDE

Ce cadre sémantique étant posé, notre propos est ici de mettre en évidence, pour des parasites, l'hétérogénéité du biotope «branchies de Téléostéens» et les conséquences possibles de cette hétérogénéité sur la structure et le fonctionnement des peuplements existants.

Nous montrerons par ailleurs l'intérêt que revêt l'étude de ces «biotopes finis» colonisés par les parasites, dans le contexte général des recherches sur l'exploitation des ressources par des populations.

Les branchies du Bar ou Loup, *Dicentrarchus labrax*, représentent le modèle de biotope analysé. Chaque individu

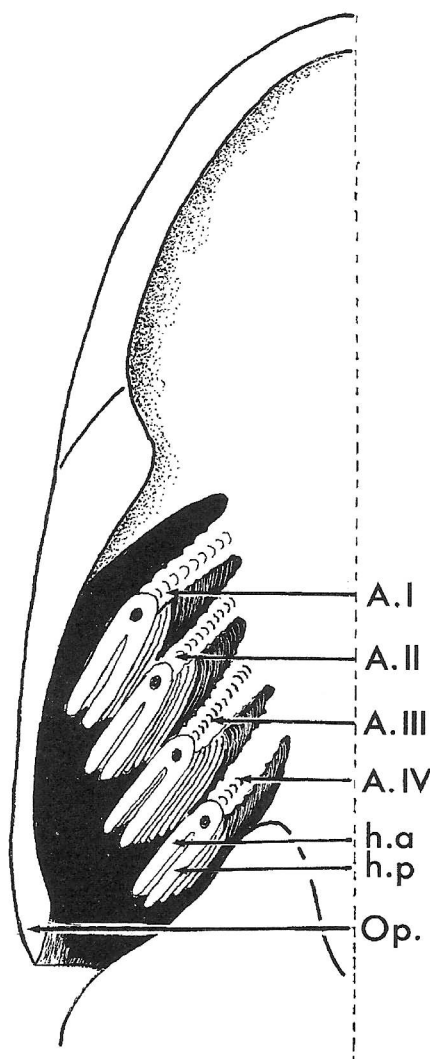


FIG. 1. — Schéma de la cavité branchiale gauche d'un Téléostéen (coupe longitudinale) (d'après KINGSLEY, 1926 in LAGLER, 1977).

A.I. = Arc I
A.II. = Arc II
A.III. = Arc III
A.IV. = Arc IV

h.a. = Hémibranchie antérieure
h.p. = Hémibranchie postérieure
Op. = Opercule

(1) INFRAPOPULATION : tous les individus d'une espèce parasite présents sur ou dans un hôte (cf. ESCH *et al.*, 1975).

(2) INTENSITÉ : nombre d'individus d'une espèce parasite présents sur ou dans un hôte, donc dans une infrapopulation (cf. MARGOLIS *et al.*, 1982).

dispose de deux séries symétriques de quatre arcs branchiaux (Fig. 1), dont nous avons analysé certains aspects de l'hétérogénéité. Celle-ci peut être appréciée d'une double manière :

— chaque arc branchial est composé de deux hémibranchies, une antérieure et une postérieure (par rapport à l'axe longitudinal du Poisson). Chaque hémibranchie est constituée elle-même par une série de filaments branchiaux qui sont autant d'unités élémentaires sur lesquelles peuvent s'installer les parasites et en particulier les Monogènes. Les variations du nombre de ces filaments d'un arc à l'autre (hétérogénéité d'un biotope élémentaire à l'échelle de l'individu hôte), et d'un Bar à l'autre (hétérogénéité du biotope à l'échelle d'une population d'hôtes) ont été quantifiées.

— chaque filament branchial est assimilable à un parallélépipède dont deux des quatre plus grandes faces constituent les zones de fixation pour les Monogènes parasites de ce Poisson. Il importe par conséquent de s'interroger sur les variations de l'aire ainsi déterminée et potentiellement colonisable par ces Plathelminthes.

2 — MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. VARIATION DU NOMBRE DE FILAMENTS BRANCHIAUX

Les filaments sont dénombrés pour chacune des hémibranchies des quatre arcs unilatéraux, chez des Bars de taille croissante, donc d'âge croissant.

Le nombre de filaments des hémibranchies antérieure et postérieure d'un même arc étant sensiblement égal, seule la comparaison entre les arcs (de I à IV dans le sens antéro-postérieur) a été retenue. Pour cela, nous avons effectué le cumul du nombre de filaments des hémibranchies antérieure et postérieure d'un même arc.

Les mesures portent sur 19 Poissons et indifféremment sur les arcs gauches et droits, compte tenu de leur symétrie.

Les estimateurs des modèles non linéaires établis, ont été calculés sur le critère du maximum de vraisemblance et avec le logiciel MLP («Maximum Likelihood Program») (ROSS, 1980). Les ajustements linéaires ont été réalisés en utilisant la méthode des moindres carrés.

L'homogénéité des variances entre échantillons a été appréciée sur la base du test de HARTLEY. Une analyse de variance à un facteur a servi à comparer statistiquement les pourcentages de filaments entre les différents arcs. Enfin, l'évolution de ces pourcentages en fonction de la longueur furcale (L_F) (longueur prise de la tête à la fourche de la queue d'un Poisson), a été entreprise à partir du test de nullité des coefficients de régression.

2.2. VARIATION DE LA SURFACE BRANCHIALE COLONISABLE

Pour estimer la surface totale de quatre arcs branchiaux d'un même côté, colonisable par des Monogènes, il convient de connaître en un premier temps celle de chaque hémibranchie. Pour ce faire, on procède à une projection en plan de la surface latérale (S_1) des hémibranchies (Fig. 2) ; cette surface représente la somme des surfaces latérales de chaque filament, ces derniers étant jointifs.

Un filament pouvant être considéré comme un parallélépipède, ce n'est pas en fait cette surface latérale qui est colonisée par des Monogènes, mais les deux faces perpendiculaires

à ce plan latéral. Si la longueur de ces deux faces perpendiculaires est prise en compte dans la mesure de la surface latérale (puisque'il s'agit de la longueur du filament), en revanche leur largeur ne l'est pas. Cette largeur, correspondant à l'épaisseur du filament, a été mesurée pour chaque Poisson ayant servi à l'analyse. Les mesures portent sur 16 individus.

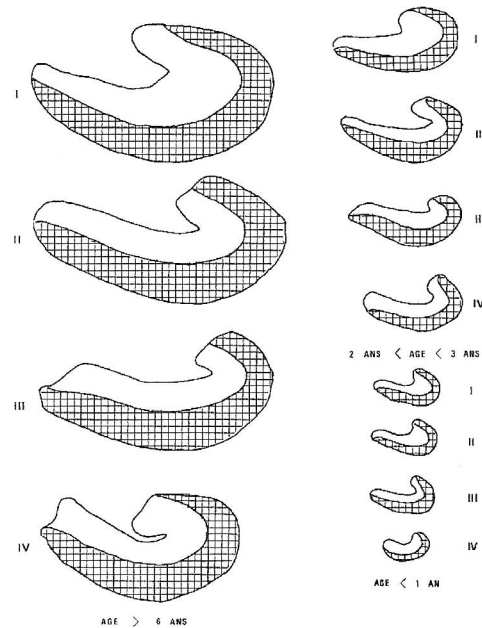


FIG. 2. — Projection des quatre arcs branchiaux unilatéraux chez trois *Dicentrarchus labrax* d'âges différents (Mesure des surfaces latérales hémibranchiales (S_1), lesquelles correspondent aux zones quadrillées des figures).

La surface colonisable S_i du i ème arc est par conséquent égale à : $S_i = S_{1i} \times a \times b \times c = S_{1i} \times 2 \times 2 \times C$

avec S_{1i} : surface latérale mesurée sur le i ème arc

a : nombre de faces colonisables sur chaque filament, soit 2

b : nombre d'hémibranchies par arc, soit 2 (les surfaces latérales des hémibranchies antérieure et postérieure étant considérées comme égales).

c : facteur de correction =

$$\frac{\text{largeur de la face colonisable}}{\text{largeur de la face latérale}}$$

Enfin, la surface totale colonisable S des quatre arcs unilatéraux devient :

$$S = \sum_{i=1}^4 S_i$$

Le lissage de la courbe de réponse $S = f(L_F)$, avec L_F la longueur furcale, a été effectuée à l'aide du logiciel MLP. Les

paramètres du modèle non linéaire ont été estimés par la méthode mathématique du maximum de vraisemblance. Par ailleurs, les paramètres des droites de régression établies ont été calculés par la méthode des moindres carrés.

3 — RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. LES FILAMENTS BRANCHIAUX

La figure 3 illustre l'augmentation du nombre total de filaments de chaque arc (N_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

Les meilleurs ajustements ont été obtenus grâce à un modèle du type $y = a + be^{-kx} = a + br^x$ avec $r = e^{-k}$.

Les différents paramètres a , b , k et r , et leur écart-type respectif s_a , s_b , s_k , s_r sont présentés dans le tableau 1.

Le nombre de filaments augmente donc avec la taille et par conséquent l'âge des Bars. Il croît rapidement durant les deux à trois premières années d'existence (Poissons de moins de 30 cm environ), et tend à se stabiliser chez les Bars adultes, au-delà de 30 à 40 cm de longueur.

Entre les Poissons âgés d'un an (L_F voisine de 10-15 cm) et ceux de cinq à six ans (L_F voisine de 50 à 60 cm), le nombre de filaments double approximativement.

Les arcs I, II, III et IV semblent présenter, dans cet ordre, un nombre décroissant de filaments, en rapport avec la réduction de la taille des pièces osseuses des arcs correspondants. La différence entre le nombre de filaments du plus grand arc (I) et du plus petit (IV) oscille, quelle que soit la taille du Poisson, entre 100 et 150 unités environ. Pour mettre en évidence une différence statistiquement significative du nombre de filaments entre les arcs, nous avons testé, par une analyse de variance à un facteur, l'hypothèse nulle suivante :

$$H_0 : mP_{FI} = mP_{FII} = mP_{FIII} = mP_{FIV}$$

avec mP_{Fi} la moyenne des pourcentages de filaments (P_F) du i ème arc.

La figure 4 traduit la variation de ces pourcentages P_F en fonction de la longueur furcale de chaque Poisson échantillonné.

Bien que le test de HARTLEY mette en évidence une très faible hétérogénéité des variances entre les P_F des quatre arcs [$F_{\text{observé}}(2,7) > F_{0,025}(2,24)$ - Degrés de liberté : 18/18], nous admettons cependant qu'elles sont suffisamment homogènes pour employer une analyse de variance.

Les résultats généraux de l'analyse sont présentés dans le tableau 2.

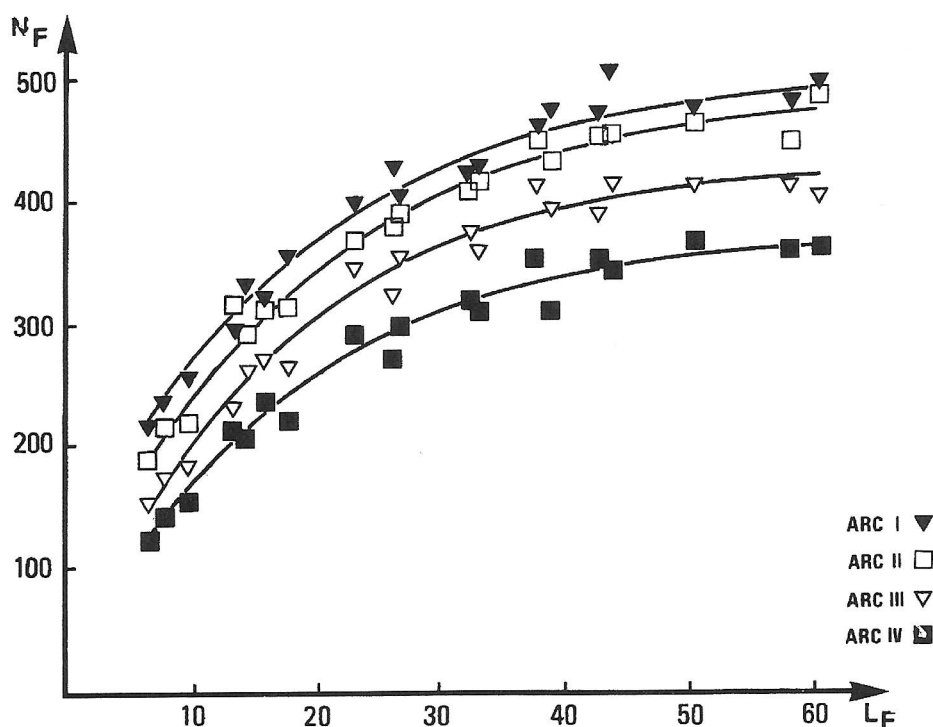


FIG. 3. — Courbes de croissance du nombre total de filaments par arc (N_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

TABLEAU I

*Courbes de croissance du nombre total de filaments par arc (N_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F) :
équations, écart-type des paramètres*

	Equations	s_a	s_b	s_r	s_k
Arc I	$N_F = 514,90 - 411,17 e^{0,05L_F}$ $= 514,90 - 411,17 (0,95L_F)$	13,97	17,31	0,006	0,007
Arc II	$N_F = 490,45 - 420,32 e^{0,05L_F}$ $= 490,45 - 420,32 (0,95L_F)$	12,78	17,33	0,006	0,006
Arc III	$N_F = 431,97 - 412,58 e^{0,06L_F}$ $= 431,97 - 412,58 (0,94L_F)$	11,43	20,58	0,007	0,007
Arc IV	$N_F = 379,93 - 358,75 e^{0,06L_F}$ $= 379,93 - 358,75 (0,95L_F)$	13,05	19,28	0,008	0,008

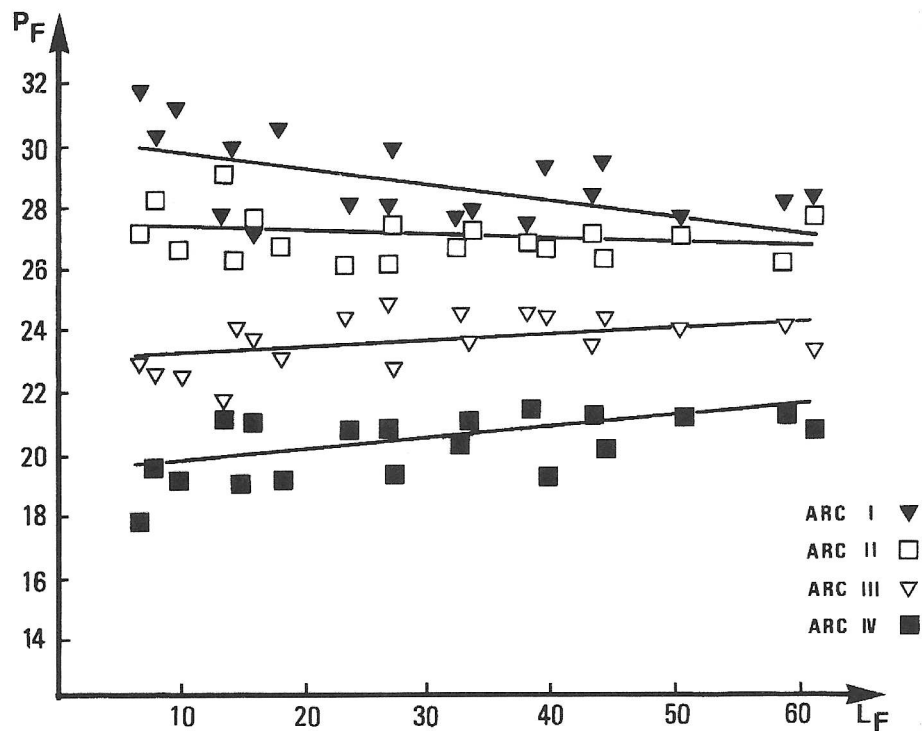


FIG. 4. — Variation des pourcentages de filaments (P_F) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

TABLEAU II

Analyse de variance sur les pourcentages de filaments (P_F) des quatre arcs branchiaux unilatéraux

Source de variation	DL	SCE	CM	F observé
entre les arcs (P_F)	3	828,317	276,106	145,5
résiduelle	72	136,571	1,897	
Total	75	964,888		

DL : degrés de liberté — SCE : somme des carrés des écarts
CM : carré moyen.

La valeur de F observée étant supérieure à F théorique pour $\alpha = 0,001$ (test unilatéral), nous rejetons l'hypothèse nulle H_0 à un seuil hautement significatif. Nous admettons l'hypothèse alternative H_1 d'une différence entre les pourcentages de filaments des différents arcs. Il est par conséquent permis de penser que la décroissance du nombre de filaments de l'arc I à l'arc IV est bien réelle, quelle que soit la taille et donc l'âge du Poisson.

Par ailleurs, des ajustements linéaires entre P_F et L_F ($P_F = a L_F + b$; a et b étant des constantes), ont donné les résultats présentés dans le tableau 3. La figure 4 traduit les droites de régression correspondantes.

Le nombre de filaments augmente de manière asymptotique au cours du vieillissement des Bars, mais leur proportion sur chacun des arcs, par rapport au nombre total unilatéral, paraît invariante.

Pour tester l'hypothèse d'une différence constante des pourcentages P_F entre les arcs, nous avons comparé le coefficient de régression a de chacune des droites établies à la valeur théorique $\alpha = 0$, en considérant que la variable $\frac{L - \alpha}{s_a}$

suit une loi de STUDENT, avec n-2 degrés de liberté (n étant la taille de l'échantillon et s_a l'écart-type de a).

Pour les quatre arcs, l'hypothèse nulle $H_0 : a = \alpha = 0$ (la pente de la droite est nulle) ne peut être rejetée au seuil 0,05. Nous admettons donc que les pentes de ces quatre droites (Fig. 4) ne sont pas significativement différentes de 0. Par conséquent, nous admettons aussi que la proportion de filaments sur chacun des arcs reste constante.

3.2. LA SURFACE BRANCHIALE

La fonction traduisant le plus correctement la variation de la surface branchiale S lors de l'accroissement en taille des Bars (L_F) s'est avérée être un polynôme. En conséquence, des polynômes de degré croissant ont été ajustés par la méthode de FORSYTH, qui fait intervenir un rapport de récurrence dans le calcul des estimateurs. Une analyse de variance entre ces polynômes orthogonaux permet ensuite d'accepter le mieux ajusté.

Ce test nous a conduit à retenir le polynôme du cinquième degré (Fig. 5) dont l'équation est la suivante :

$$S = 3,28 L_F - 0,56 L_F^2 + 0,4 \cdot 10^{-1} L_F^3 - 0,75 \cdot 10^{-3} L_F^4 + 0,1 \cdot 10^{-5} L_F^5$$

Les écarts-types des différentes constantes sont respectivement :

$$3,28 \pm 0,99 \cdot 10^{-1} ; -0,56 \pm 0,8 \cdot 10^2 ; 0,4 \cdot 10^{-1} \pm 0,5 \cdot 10^{-3} ; \\ -0,75 \cdot 10^{-3} \pm 0,4 \cdot 10^{-4} ; 0,1 \cdot 10^{-5} \pm 0,0 \cdot 10^{-4}$$

TABLEAU III

Equation des droites de régression linéaire entre les pourcentages de filaments de chaque arc branchial (P_F) et la longueur furcale des Poissons (L_F) ; écarts-types des pentes (s_a) et des ordonnées à l'origine (s_b)

Equations	s_a	s_b
Arc I $P_F = -0,043 L_F + 30,11$	0,024	0,770
Arc II $P_F = -0,002 L_F + 27,17$	0,014	0,438
Arc III $P_F = 0,004 L_F + 23,3$	0,022	0,705
Arc IV $P_F = 0,029 L_F + 19,41$	0,018	0,572

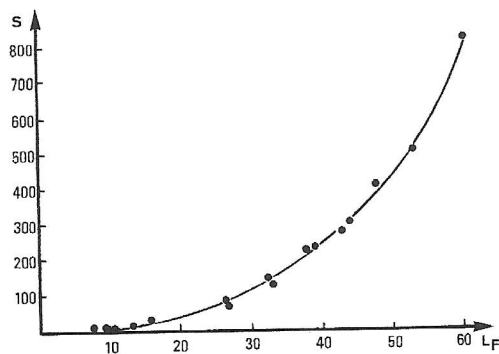


FIG. 5. — Courbe de croissance de la surface totale colonisable (S) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

La concavité de cette courbe est inverse de celle relative à l'accroissement du nombre de filaments sur chacun des arcs (Fig. 3). On constate en effet que l'aire ne cesse d'augmenter, mais sans fonction de freinage. Elle double entre l'âge d'un an (L_F voisine de 10-15 cm) et de deux ans (L_F voisine de 20-25 cm). Entre deux et six ans, elle augmente d'un facteur huit, en rapport avec la croissance des Bars.

Il convient de noter toutefois que les Bars de 60 cm ne sont pas les individus de taille maximale dans les populations sauvages, même si ces grands individus sont rares. Il peut par conséquent exister un point d'inflexion sur la courbe au-delà de 55-60 cm, et la fonction pourrait être en réalité de type logistique. L'échantillon considéré ici ne nous permet pas de mettre en évidence un tel changement de courbure.

L'établissement de la fonction polynôme nous autorise à calculer, par interpolation non linéaire, la surface moyenne théorique pour chaque taille (L_F) de Bars échantillonnés, et par conséquent les densités (3) de Monogènes par hôte parasité.

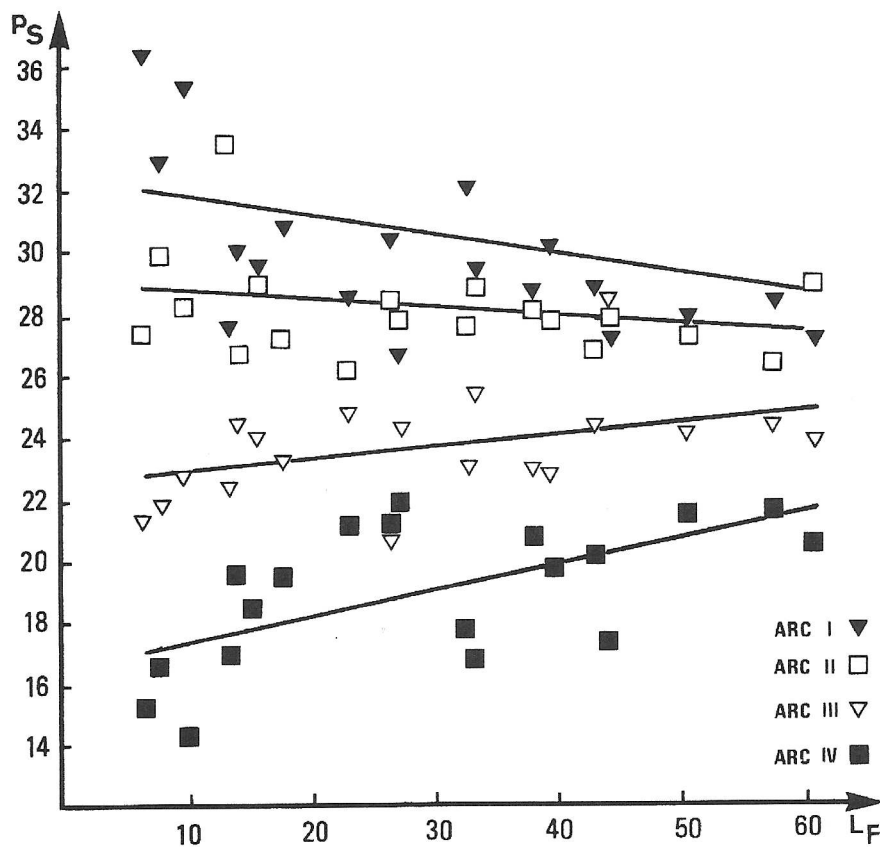


FIG. 6. — Variation des pourcentages de surface (P_s) en fonction de la longueur furcale des Bars (L_F).

(3) DENSITÉ: nombre d'individus d'une espèce parasite par unité d'aire, de volume ou de poids d'un tissu ou organe d'hôte infesté (Cf. MARGOLIS *et al.*, 1982).

Une deuxième remarque doit cependant être faite à ce propos : cette étendue colonisable S ne correspond pas réellement, de par l'existence de replis lamellaires au niveau de chaque filament, à la surface utile au métabolisme du Bar, et donc à la surface exacte de fixation pour les Monogènes parasites.

Le nombre et la surface de ces replis sont d'autant plus élevés que les Poissons sont grands. La taille de ces replis étant inférieure à celle des Monogènes qui s'y fixent, ils peuvent toutefois être négligés dans l'appréciation des densités de ces organismes. Ces dernières seront donc, dans la mesure où l'on considère l'aire réelle, légèrement surestimées, et cela d'autant plus que les Poissons sont âgés.

Tout comme l'hétérogénéité entre les quatre arcs I, II, III, IV a pu être appréhendée sur la base de leur nombre de filaments respectifs, elle peut l'être aussi en mesurant la surface colonisable de chacun d'eux.

La figure 6, qui traduit le pourcentage de surface relatif à chaque arc (P_s) en fonction de la longueur furcale des Poissons (L_F), montre que ces étendues recouvrent les mêmes proportions que le nombre de filaments. Les équations des droites de régression linéaire correspondantes sont présentées dans le tableau 4.

Ainsi, l'arc I représente en moyenne 29,7 pour cent de la surface totale colonisable, l'arc II 27,9 pour cent, l'arc III 23,5 pour cent et l'arc IV 18,9 pour cent.

Le test de nullité appliqué à ces nouveaux coefficients de régression nous indique désormais que les pentes, au seuil 0,05, ne sont statistiquement plus nulles pour les arcs I et IV ; en effet :

$$\text{arc I : } t(3,16) > t_{17 \text{ DL}}(2,11) \\ 0,05$$

$$\text{arc IV : } t(3,15) > t_{17 \text{ DL}}(2,11) \\ 0,05$$

Nous ne concluons toutefois pas à une réduction progressive de P_s sur les arcs I et IV quand les Bars grandissent et cela pour trois raisons principales :

— pour un risque de première espèce légèrement supérieur à 0,05, il n'est plus possible de rejeter l'hypothèse de nullité de pente ;

— l'incertitude sur la mesure de surface n'est pas rigoureusement constante entre deux tailles successives, ou entre quatre arcs d'un même individu hôte. Les pourcentages se situant dans une gamme de valeurs peu étendue, il convient de ne pas donner à ces résultats plus de signification qu'ils n'en ont ;

— les très jeunes Bars utilisés ($L_F < 10$ cm), et qui sont en grande partie à l'origine d'une pente non nulle de deux de ces droites (I et IV), ne sont pas forcément représentatifs de cette classe d'âges, et leur surface branchiale, bien que faible, présente de façon générale une plus grande variabilité.

4 — CONCLUSIONS

Les résultats obtenus mettent en évidence l'hétérogénéité et les modifications physiques importantes que subit un biotope branchial pour un ectoparasite de Poisson. Ces modifications s'exercent de surcroît sur un pas de temps assez court, si l'on envisage leur amplitude chaque année.

Il va sans dire que les variations abiotiques, liées à la nature de l'environnement aquatique dans lequel se trouve le Poisson, s'ajoutent aux modifications étudiées (nombre de filaments branchiaux, surface branchiale colonisable) pour accroître la diversité des biotopes colonisés. Ainsi, un stade immature ou adulte de *Diplectanum* installé sur un point précis d'un filament branchial ne subira pas les mêmes contraintes abiotiques selon que ce filament appartient à un Bar juvénile ou âgé : la vitesse des courants, la température de l'eau, etc... ne sont le plus souvent pas identiques chez deux individus hôtes présentant des écophysiologies différentes.

La complexité structurale de tels milieux est en fait beaucoup trop grande pour être négligée dans certaines études d'écologie parasitaire, comme cela se fait le plus souvent.

En effet, si l'on admet avec BARBAULT (1981) que « la structure physique du milieu orienterait le jeu des interactions biotiques, et particulièrement des interactions compétitives, qui modèlent le profil des niches écologiques des espèces dont l'agencement constitue en définitive... la structure fondamentale des peuplements », on ne doit plus passer sous silence l'hétérogénéité du biotope dans le cadre d'une analyse des interactions biotiques entre parasites.

L'hétérogénéité des branchies ou du tube digestif d'un Téléostéen ne peut pas rester sans conséquence sur la struc-

TABLEAU IV

Equations des droites de régression linéaire entre les pourcentages de surface de chaque arc branchial (P_s) et la longueur furcale des Poissons (L_F) ; écarts-types des pentes (s_a) et des ordonnées à l'origine (s_b)

	Equations	s_a	s_b
Arc I	$P_s = -0,098 L_F + 32,59$	0,031	1,025
Arc II	$P_s = -0,027 L_F + 28,77$	0,022	0,752
Arc III	$P_s = 0,043 L_F + 22,22$	0,022	0,725
Arc IV	$P_s = 0,082 L_F + 16,43$	0,026	0,882

ture fonctionnelle des populations qui les colonisent, donc sur celle des peuplements (richesse, diversité spécifique).

On ne peut donc interpréter les processus de colonisation et de dispersion par rapport aux hôtes, d'exclusion ou d'ajustements compétitifs entre les parasites sur la base des seules intensités ; or ce genre de pratique est encore courant dans la littérature parasitologique. Il est évident que les coactions biotiques, relevant de la reproduction (SILAN *et al.*, 1983), du partage des ressources spatiales (SILAN et MAILLARD, 1986 ; SILAN, à paraître) ou autres, ne sont pas identiques selon que 50 individus, longs de 500 μ m environ, se répartissent sur 50 cm² ou 800 cm². Ce qui est vrai en écologie pour les autres organismes fixés le reste pour la plupart des méazoaires parasites.

Deux types de processus, conditionnés par l'hétérogénéité de ces biotopes, sont en fait à considérer :

— les **mécanismes densités-dépendants**, qui vont intervenir surtout sur le partage des ressources entre les individus d'une même infrapopulation, et éventuellement sur leur régulation. Les densités sont dans ce cas des descripteurs utiles à l'échelle de l'individu hôte ; elles ne permettent pas, seules, de caractériser la démographie d'une population de parasites, puisque ces densités peuvent être égales pour des intensités différentes. En revanche, elles doivent être utilisées pour tenter d'expliquer les règles d'organisation et d'interactions entre infrapopulations dans un biotope élémentaire (branchies d'un individu hôte par exemple) ;

— les **mécanismes intensités-dépendants**, à associer plus spécialement à la dynamique des populations parasitaires. Les intensités sont des descripteurs utiles au niveau d'une population d'hôtes ; elles permettent de caractériser la distribution des infrapopulations, et pas seulement celles des individus. Pour un certain nombre de populations parasitaires ainsi fragmentées sur le plan spatial, il semble bien que leur cinétique démographique dépende plus de l'effectif (intensité) que de l'agencement des individus dans le biotope élémentaire (plus directement lié à la densité) (SILAN, 1984).

BIBLIOGRAPHIE

- BARBAULT (R.), 1981. — *Écologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- BLONDEL (J.), 1979. — *Biogéographie et écologie*. Masson, Paris.
- BLONDEL (J.) & BOURLIÈRE (F.), 1979. — La niche écologique, mythe ou réalité ? *Terre Vie*, 33 (3) : 345-374.
- ESCH (G.W.), GIBBONS (J.W.) & BOURQUE (J.E.), 1975. — An analysis of the relationship between stress and parasitism. *Amer. Mid. Nat.*, 93 (2) : 339-353.
- EUZET (L.) & COMBES (C.), 1980. — Les problèmes de l'espèce chez les animaux parasites. In : *Les problèmes de l'espèce dans le règne animal. Mem. Soc. Zool. Fr.*, Vol. III : 239-285.
- KENDEIGH (S.C.), 1961. — *Animal Ecology*. Prentice-Hall New Jersey.
- LAGLER (K.F.), 1977. — *Ichthyology*. John Wiley, London.
- LEGAY (J.M.) & DEBOUZIE (D.), 1985. — *Introduction à une biologie des populations*. Masson, Paris.
- LONG (G.), 1974. — *Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire. I. Principes généraux et méthodes*. Masson, Paris.
- MARGOLIS (L.), ESCH (G.W.), HOLMES (J.C.), KURIS (A.M.) & SCHAD (G.A.), 1982. — The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the american society of parasitologists. *J. Parasit.*, 68 : 131-133.
- ROSS (G.J.S.), 1980. — *Maximum likelihood program*. The Statistics Department. Lawes Agricultural Trust, Rothamsted Experimental Station Ed.
- SILAN (P.), 1984. — *Biologie comparée des populations de Diplectanum aequans et Diplectanum laubieri, Monogènes branchiaux de Dicentrarchus labrax*. Thèse de 3ème cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 275 pp.
- SILAN (P.), EUZET (L.) & MAILLARD (C.), 1983. — La reproduction chez *Diplectanum aequans* (Monogenea, Monopisthocotylea). Nouvelles données sur l'anatomie du complexe génital et son fonctionnement. *Bull. Soc. Fr. Parasit.*, 1 : 31-36.
- SILAN (P.) & MAILLARD (C.), 1986. — Modalités de l'infestation par *Diplectanum aequans*, Monogène ectoparasite de *Dicentrarchus labrax*, en aquiculture. Éléments d'épidémiologie et de prophylaxie. In : *Pathology in marine aquaculture*. C.P. VIVARES, J.R. BONAMI & E. JASPERS (Eds.), European Aquaculture Society, special publication n°9, Bredene, Belgique, 139-153.